Aus dem Fachbereich Biologie/Chemie der Universität Osnabrück,
Forschungsgruppe Wirbeltier-Ökoethologie

Das Lautinventar der Brandente (*Tadorna tadorna*) in seiner Bedeutung für die systematische Stellung der Art

von

JUTTA RIEBESEHL-FEDROWITZ und HANS-HEINER BERGMANN [1])

Einleitung

Für die „Halbgans" *Tadorna tadorna* stehen uns zwei gebräuchliche deutsche Namen zur Verfügung: Brandente und Brandgans. Tatsächlich entspricht die Art in ihrer äußeren Erscheinung weder einer typischen Gans noch einer typischen Ente. Der gering ausgeprägte äußere Geschlechtsdimorphismus setzt sie deutlich von den meisten Entenarten ab. Im Flugbild und den Körperproportionen ähnelt sie zwar einer Gans, doch ist das Kleid beider Geschlechter zur Brut- und Ruhezeit auffallend aposematisch wie sonst nur die Brutkleider männlicher Enten. Die Ungewißheit der systematischen Zuordnung drückt sich auch darin aus, daß *Tadorna tadorna* zusammen mit einer Reihe anderer Arten einer in sich recht heterogen erscheinenden Zwischengruppe der Anatiden, nämlich der Unterfamilie der Tadorninae, zugeordnet wird (vgl. Heinroth 1910, Bauer & Glutz 1968, Wolters 1976). Bei Cramp & Simmons (1977) hat sie allerdings ihren Platz in der Tribus Tadornini der Unterfamilie Anatinae.

K. Lorenz (1941) versuchte in seiner klassischen Anatinenarbeit, ein natürliches System der Entenvögel aufgrund von morphologischen wie von Verhaltensmerkmalen zu erstellen. Er hat damals auch die wichtigsten Lautäußerungen berücksichtigt, ohne sie im Sonagramm darstellen zu können. Er nennt *Tadorna tadorna* „Brandente". Wir werden uns diesem Gebrauch hier anschließen, ohne den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit schon vorgreifen zu wollen. Es soll im folgenden versucht werden, das Lautrepertoire der Brandente einschließlich der Instrumentallaute zu analysieren, wobei auch die zugehörigen Situationen beschrieben werden.

---

[1]) Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft

Wir können uns dabei auf einige schon vorliegende, meist nicht vollständige Beschreibungen stützen (Schifferli 1933, Boase 1935, Heinroth 1928, Johnsgard 1971, Bauer & Glutz 1968, Cramp & Simmons 1977, Bergmann & Helb 1982). Doch weichen die Meinungen der Autoren über die einzelnen Lautäußerungen und ihre Funktion in mehreren Fällen voneinander ab. Patterson (1982) geht in seiner Monographie zur Ökoethologie der Art nur kursorisch auf die Rufe ein.

Die hier erstellte Beschreibung und Klassifizierung der Brandenten-Lautäußerungen fordert einen Vergleich mit den verwandten Gruppen. Es wäre erfreulich, wenn man das Lorenzsche Anatinensystem anhand einer sonagraphischen Analyse der Lautäußerungen überprüfen könnte. Würde es dadurch bestätigt oder verändert werden? Möglicherweise würde sich zeigen, daß die Vokalisationen als systematisches Merkmal durch spezifische Anpassungen in ihrem Wert gemindert sind. Zur Zeit liegen uns aber leider bei weitem nicht für alle Arten qualifizierte und vollständige Tonaufzeichnungen vor (vgl. Bergmann & Helb 1982). Ein groß angelegter Vergleich der Anatiden-Lautäußerungen bleibt daher der Zukunft vorbehalten. Wir werden hier das Lautinventar der Brandente zunächst mit dem einer typischen Entenart, dann einer typischen Gänseart vergleichen. Die Ergebnisse dieses Vergleichs müssen im Zusammenhang mit anderen vergleichend-systematischen Untersuchungen diskutiert werden.

Danksagung

Der Zoogesellschaft Osnabrück, insbesondere Herrn Dr. P. Drüwa, aber auch vor allem den verantwortlichen Tierpflegern, Frau G. Küppers und Herrn P. Diersmann, danken wir für die Gewährung der Arbeitsmöglichkeiten und für vielerlei freundliches Entgegenkommen. Herr K. Hinrichs stellte freundlicherweise ein Aufnahmegerät zur Verfügung. Für eine kritische Durchsicht des Manuskripts sind wir Herrn Dr. H.-W. Helb, Kaiserslautern, dankbar.

Die untersuchten Tiere und Beobachtungsorte

Im Osnabrücker Waldzoo standen im Jahr 1980 für die Untersuchungen 15 adulte Brandenten (7 Erpel, 8 Enten), vermutlich alle aus Gefangenschaftszucht stammend, zur Verfügung. Die Vögel waren durch Kupieren eines Handflügels flugunfähig gemacht. Sie waren nur teilweise beringt, ließen sich aber an Gefiedermerkmalen verläßlich individuell unterscheiden. Sie bewohnten zwei Süßwasserteiche von etwa 400 m² Flächenausdehnung. Hier lebten auch zahlreiche andere Wasservögel. Zu der Brandenten-Gruppe gehörte ein homosexuelles Erpelpaar, eine Erscheinung, die auch von Schifferli (1933) an Gefangenschaftstieren bemerkt wurde.

Die Untersuchungen im Freiland fanden im Mai 1980 auf der Ostfriesischen Nordseeinsel Baltrum statt (vgl. Bergmann et al. 1982). Die zur Brutzeit dort vorhandene Population besteht aus schätzungsweise 100 bis 200 Individuen. Zu den die Lautäußerungen begleitenden Situationen wurden im Zoo etwa 800, im Freiland etwa 400 Einzelprotokolle aufgezeichnet. Die zugehörigen Ausdrucksbewegungen sind von Janssen (1982) analysiert worden.

Methoden

Die Rufaktivität der Vögel war zwischen 6 und 9 Uhr morgens am höchsten. Erhöhte Schwimm- und Ruffreudigkeit stellten wir auch bei leichtem Regen fest. Im April und Mai war die Gesamtaktivität der Tiere besonders ergiebig für Tonaufzeichnungen und Beobachtungen. Die Tonaufnahmen wurden mit einem Uher-4000 Report L-Tonbandgerät, dem Mikrophon Uher M 516 und einem Polyester-Parabolreflektor (60 cm ∅) aus der Produktion G. Kalden Frankenberg/Eder hergestellt. Die Sonagramme schrieben wir am Sonagraphen 7029 A der Firma Kay Elemetrics bei linearen Skalen für einen Frequenzbereich von 80—8000 Hz mit einer Filterbreite von 300 Hz (wide). Als Abbildungsvorlagen dienten die originalen Sonagramme, in denen Störgeräusche und Echos mit flüssigem Korrekturlack beseitigt wurden. Die Terminologie dieser Arbeit entspricht im wesentlichen der bei Bergmann & Helb (1982) vorgeschlagenen.

Ergebnisse

Im folgenden werden die einzelnen Lautäußerungen für die beiden Brandenten-Geschlechter getrennt besprochen. Der Beschreibung ist jeweils eine Darstellung der zugehörigen Ausdrucksbewegungen des rufenden Tieres sowie der begleitenden Situation (Kontext) angefügt. Die Anzahl der der Auswertung zugrundeliegenden Sonagramme (Sg.) bzw. Rufelemente (El.) ist in Klammern hinter der Überschrift der Rufbeschreibung angegeben. Die Liste der beschriebenen Lautäußerungen ist mit Sicherheit unvollständig. Insbesondere fehlen uns Tonaufnahmen und Kenntnisse über die leisen Laute der Kommunikation zwischen Partnern eines Paares sowie zwischen Alt- und Jungvögeln. Eine eingehende Studie über die jugendliche Stimmentwicklung ist in Vorbereitung. Die folgende Darstellung gliedert sich in Rufe der Erpel und Rufe der Enten, während die Instrumentallaute sowie das Zischen anhangsweise aufgeführt werden. Von einem „Gesang" wie bei Sing- und Hühnervögeln sowie einigen anderen Vogelgruppen kann man bei Anatiden nicht sprechen.

Die Rufe des Erpels

Die vokalen Stimmlaute des Erpels sind von pfeifender, d. h. tonaler Qualität (mit einer Ausnahme, s. u.).

„tju-tju" (n = 10 Sg., 82 El.) (Abb. 1a). — Die Rufe klingen gequetscht pfeifend. Andere Autoren haben abweichende Umschreibungen verwendet: „piupu" (Cramp & Simmons 1977), „quiquiqui" (Heinroth 1928), „zjügge-zjügge.." (Bauer & Glutz 1968) und „djudjudju.." (Voigt 1950).

In den vorliegenden Sonagrammen beträgt die Anzahl der aneinandergereihten Elemente 2 bis 29. Die Reihung kann aber auch je nach Erregung länger sein, im Prinzip annähernd kontinuierlich. Einzelne Elemente können bei langsamem Ruftempo akzentuiert hervortreten. Bei schneller Reihung wirkt die Betonung aller Elemente gleichmäßig. Dabei verändert sich die Klangfarbe

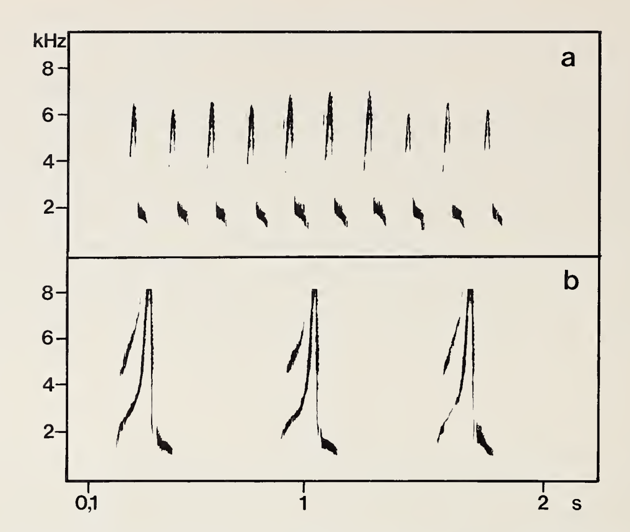


Abb. 1 a: „tju-tju"-Ruf des Branderpels, Osnabrücker Zoo, Mai 1980. b: Drei aufeinanderfolgende „tiju"-Rufe eines Branderpels, 29. 5. 1980, Baltrum.

etwas („tjitji..."). Jedes Element der Phrase besteht aus zwei Anteilen („tj"—„u"). Der erste Teil hat eine spitz dachförmige Gestalt im Bereich zwischen 4 und 8 kHz. Der zweite stellt einen absinkenden Formanten im Bereich zwischen ca. 3 und 1 kHz dar. Die Elemente haben eine zeitliche Ausdehnung von 115 ± 22,8 ms und variieren zwischen 82 und 195 ms. Die Intervalle liegen zwischen 8,2 und 109 ms (Mittel 54,9 ± 35,3 ms). Bei extrem schneller Reihung sind sie kaum noch erkennbar. Aus diesen Daten errechnet sich eine durchschnittliche Wiederholfrequenz von 5,9 Hz. Bei erhöhter Erregung verkürzt sich die Elementdauer ebenso wie die Intervalldauer. Die Reichweite der Rufe für das menschliche Ohr ist relativ gering. Sie übersteigt kaum einen Bereich von 50—100 m.

Kontext: Der Schnabel wird bei allen Formen leicht geöffnet. Am Boden ist das langsame „tju-tju" vom rotierenden Pumpen begleitet, einer charakteristischen Kopf-Hals-Bewegung. Bei höherer Erregung beschleunigt sich sowohl der Ruf als auch die Pumpbewegung. Die auslösenden Reize sind vielfältig. Es kommen sowohl allgemeine Störungen (wie Annäherung von Menschen) als auch spezifische Situationen (wie die Annäherung von Art- und Fremdgenossen) infrage. In schnellem Lauf bei der Flucht dominiert die Intensivform „tji-tji"; es fehlen dann ebenso wie im Flug die rotierenden Pumpbewegungen.

„tiju" (n = 10 Sg., 22 El.) (Abb. 1b). — Diese Form stellt eine gedehnte Variante des „tju-tju" dar. Der Klangcharakter ist diesem sehr ähnlich, doch treten die einzelnen Teile stärker hervor. Die Betonung liegt für unser Ohr auf der

zweiten Silbe: „tijú". Man kann die von Kirkmann & Jourdain (in Cramp & Simmons 1977) angegebene Umschreibung „sos-thieu" leicht mit diesem Element identifizieren.

Der Ruf tritt nicht in längeren Serien auf. Meist ist er nur ein- bis viermal nacheinander zu hören. Im Vergleich zum „tju"-Element steigt der erste Teil des „tiju" langsamer mit Schulterbildung und deutlichem Oberton an. Der Spitzenwert liegt durchschnittlich höher als beim „tju", oft außerhalb der 8 kHz-Skala. Der Rest des Elements entspricht dem „tju". Das abschließende tonreine Band sinkt kaum unter 1 kHz ab (Mittel 1,1 kHz; n = 13). Die Dauer des recht formkonstanten Elements beträgt durchschnittlich 288 ± 41,7 ms, minimal 244, maximal 377 ms. 16 Intervalle maßen 343 ± 157 ms. Die Reichweite beträgt wie beim „tju-tju" kaum 100 m.

Kontext: Zuweilen folgt unmittelbar ein „tirr" (s. u.). Der Ruf tritt in den beobachteten Fällen zusammen mit einem ungleichmäßigen rotierenden Pumpen auf. Wir beobachteten ihn nur in relativ wenigen Fällen, im Freiland beim Abflug in Störungssituationen oder im Flug. Im Zoo waren die Verhältnisse entsprechend, doch hörten wir hier den Ruf noch seltener als im Freiland.

„tirr" (n = 19 Sg., 20 Rufe) (Abb. 2a,b). — Hier handelt es sich um einen weichen Triller mit pfeifendem Klangcharakter. Bei Bauer & Glutz (1968) findet er sich als „siurr" oder „gusiurr", bei Heinroth (1928) als „quirr" umschrieben.

Er setzt sich aus einem einleitenden Doppelelement und einer Phrase dicht gereihter Einzelelemente zusammen. Diese Einzelelemente stehen z. T. nahe der Basislinie in Gestalt eines Zickzackbandes miteinander in Verbindung. Wo diese Verbindung nicht dargestellt wird, überschreitet dennoch die Intervalldauer zwischen den Untereinheiten im Sonagramm nicht 2 mm (= ca. 16 ms), so daß wir sie als Teile eines Elementes auffassen können (Shiovitz 1975, Bergmann & Helb 1982). Das einleitende Doppelelement scheint im Vergleich zu den „tju"-Elementen spiegelbildlich angelegt zu sein. Es beginnt mit einem ansteigenden tonalen

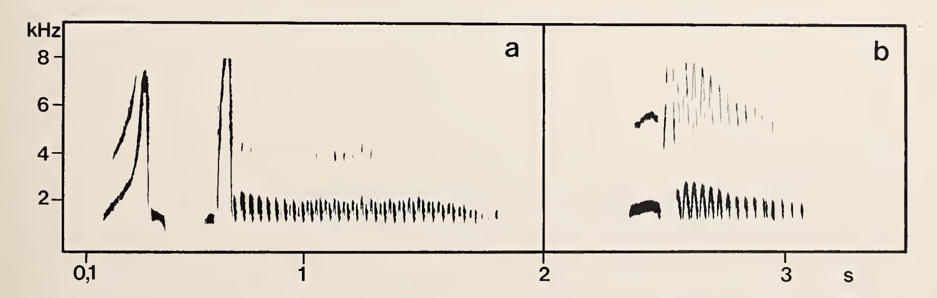


Abb. 2: „tirr"-Rufe von Branderpeln. a: Normalform mit vorgesetztem „tiju" (vgl. Abb. 1 b), 29. 5. 1980, Baltrum. b: Abweichende Form, Mai 1980, Osnabrücker Zoo.

Frequenzband vor dem spitz dachförmigen Teil. Dieser tonale Anteil hat eine zeitliche Ausdehnung von 144,6 ± 36,4 ms (minimal 92, maximal 194 ms). Der spitz dachförmige Anteil hat eine Dauer von durchschnittlich 59,9 ± 26,9 ms (n = 13). Der anschließende phrasierte Anteil des Rufes besteht im Schnitt aus 20,8 ± 11,1 Unterelementen (n = 20), minimal aus 10, maximal aus 51. In Abb. 2a treten zwei etwas verschieden geformte Unterelemente in alternierendem Wechsel auf. 19 Phrasen dauerten im Mittel 698,5 ± 230 ms. Die Wiederholfrequenz der Unterelemente in den Phrasen beträgt durchschnittlich 29,85 Hz. Für die Dauer von 9 vollständig aufgenommenen „tirr"-Rufen ergab sich ein Mittel von 877 ± 94 ms. Triller treten nicht gereiht, sondern als Einzelrufe auf. In seiner Lautstärke ist der Triller noch leiser als das „tju-tju" und wohl kaum weiter als 50 m zu hören.

Kontext: Der Triller wurde entweder in Zusammenhang mit der Verbeugung oder mit wiederholtem Schnabelaufwerfen wahrgenommen, das den Abflug ankündigt. Zuweilen geht ein zischendes Geräusch voraus. Der Schnabel ist während des Rufes leicht geöffnet, ebenso wie beim „tju-tju". Das „tirr" tritt in verschiedensten Situationen auf. Im Zoo ist es häufig im Anschluß an Baden oder Gefiederputzen zu bemerken, weiterhin beim Abklingen oder Zunehmen stärkerer Erregung wie vor oder nach aggressiven Auseinandersetzungen mit Art- oder Fremdgenossen, nach unspezifischen Störungssituationen oder nach einer Kopulation. Da es nicht selten im Anschluß an eine „tji-tji"-Serie unmittelbar vor einer Aggression oder Flucht zu hören ist, könnte es als Ausdruck höherer Erregung im Vergleich zu „tju"- und „tji"-Rufen aufgefaßt werden. Es scheint



Abb. 3 a: Fast vollständige „gaga"-Rufreihe eines Branderpels, 28. 5. 1980, Baltrum. b: Ende einer „gaga"-Rufreihe einer Brandente, 28. 5. 1980, Baltrum.

ebenso wie die Verbeugung vorwiegend in den aktiven Phasen des Jahres aufzutreten und wird während der Mauserzeit im Spätsommer kaum beobachtet. Untersuchungen über die jahreszeitliche Häufigkeit von Triller und Verbeugung bzw. ihre jahreszeitliche Variation wären erwünscht.

„gaga" (n = 1 Sg., 17 El.) (Abb. 3a). — Der gaga-Ruf des Erpels ist im Gegensatz zu der entsprechenden Lautäußerung der Ente selbst zur Fortpflanzungszeit eine seltene Erscheinung. Aus diesem Grund haben wir auch nur eine einzige Tonaufnahme von einem fliegenden Tier zur Auswertung zur Verfügung. Das Vorkommen des Rufes beim Erpel ist aber unzweifelhaft und wird auch von Nicolai (mündl. Mitt.) bestätigt. Diese Tatsache hat entscheidende Bedeutung für die Diskussion um die Lauterzeugung.

Der „gaga"-Ruf des Erpels entspricht in seiner Qualität weitgehend dem entsprechenden Entenruf (Abb. 3b). Die Elementdauer beträgt in dem vorliegenden Fall 68,2 ± 6,2 ms, die Intervalldauer 79,2 ± 6,7 ms. Für die übrige Beschreibung sei auf das Enten-„gaga" verwiesen.

Kontext: Der Ruf trat bei einem einzeln fliegenden Erpel auf. Er dürfte auch sonst dann zu hören sein, wenn ein Erpel von seiner Partnerin getrennt ist (Nicolai, mündl. Mitt.). Ob qualitative Geschlechterunterschiede zwischen dem männlichen und dem weiblichen „gaga" bestehen, kann aufgrund des geringen Materials derzeit nicht ausgesagt werden.

Die Rufe der Ente

Im Gegensatz zum pfeifenden Charakter der meisten Erpelrufe sind die Entenrufe als nasal-geräuschhaft zu bezeichnen (vgl. Heinroth 1910).

„gaga" (15 Sg., 235 El.) (Abb. 3b). — Es handelt sich um einen in kurzen oder längeren Serien geäußerten Ruf mit etwas nasalem, rundem, weittragendem Klang, den typischen Ruf der weiblichen Brandente. Verschiedene Autoren geben unterschiedliche, aber dennoch leicht zu identifizierende Umschreibungen an: „ak-ak-ak" (Bauer & Glutz 1968), auch „ak-ak", ebenso Boase (1935) und Young (1970). Cramp & Simmons (1977) nennen außerdem weitere Varianten wie „ark-ark-ark", „ugg-ugg-ugg" und „gagaga". Bei Heinroth (1910 und 1928) finden sich die Umschreibungen „tat tat tat" und „ratratra". Kirkman & Jourdain (in Cramp & Simmons 1977) schreiben „quack-wack-wack-wack".

Die Elemente folgen im allgemeinen in langen Serien (Phrasen) aufeinander. Die Anzahl der Elemente in den uns vorliegenden Aufnahmen beträgt 3 bis 144. Die Elementdauer liegt im Durchschnitt bei 66,5 ms (± 10,6), im Minimum bei 24,5, im Maximum bei 90,1 ms (n = 235). Die Intervalle variieren zwischen 35,9 und 150,3 ms (Durchschnitt 83 ± 27,9 ms; n = 30). Zu Beginn und Ende des „gaga"-Rufes treten zuweilen Verzögerungen oder andere Ungleichmäßigkeiten auf, die bis hin zur Unterbrechung reichen. Der Lautstärkenschwerpunkt liegt im Bereich zwischen 1 und 3 kHz. Je nach Aussteuerung der Geräte und Schall-

druck der Aufnahme können die Bänder bis 8 kHz und darüber hinaus reichen. Die ca. 300 Hz breit geschriebenen Formanten können so dicht liegen, daß sie sich gegenseitig überlappen bzw. verschmelzen. Hier sind Seitenbänder beteiligt. Der Ruf ist im allgemeinen so laut, daß er gut 1 km weit gehört werden kann.

Kontext: Während des Rufes wird der Schnabel ein wenig geöffnet. Sonst sind keine besonderen Haltungsänderungen oder Ausdrucksbewegungen mit ihm verbunden. Wie beim Erpel hört man den Ruf dann, wenn die Ente vom Partner bzw. Artgenossen getrennt ist; dies gilt für den Zoo ebenso wie für das Freiland. Besonders charakteristisch ist der Ruf dann, wenn die Ente ihre Nisthöhle zur Brutzeit verlassen hat und sich während des Fluges zum Nahrungsrevier im Wattenmeer dem Erpel ankündigt. Sieht die rufende Ente plötzlich einen Störenfried wie einen menschlichen Beobachter, so kann sie den Ruf unvermittelt abbrechen.

„egege" (8 Sg., 191 El.) (Abb. 4). — Dieser Ruftyp ist von früheren Beobachtern nicht als eigene Rufklasse beschrieben worden. Er ist morphologisch nahe verwandt mit dem „gaga", dem Kontext nach aber zu unterscheiden.

Die Anzahl der Elemente beträgt mindestens 6. Die obere Grenze der Anzahl ist wie beim „gaga" schlecht zu bestimmen. Die zeitliche Ausdehnung der Elemente liegt zwischen 7,4 und 39,2 ms (Durchschnitt 22,5 ± 6,5 ms). Sie ist signifikant geringer als beim „gaga" (t-Test, p < 0,001 ‰). Bei den Intervallen gibt es größere Überschneidungen: Dauer im Durchschnitt 57 ± 13,8 ms, Extremwerte 25,3 und 89 ms. Die Wiederholfrequenz der Elemente beläuft sich im Schnitt auf 12,6 Hz. Die Frequenzverteilung für das Einzelelement unterscheidet sich von den „gaga"-Elementen. Die Formanten setzen hier sehr tief an, gehen aber kaum über 5—6 kHz hinaus. Die Schwärzung verteilt sich meist recht gleichmäßig über den Frequenzbereich von 0—3 kHz. Die Hervorhebung einzelner Banden wie in Abb. 4 stellt eher eine Ausnahme dar. Der Schalldruck wechselt nicht selten im Verlauf der Elementserie. Während das „gaga" von allen Entenrufen am weitesten trägt, ist das „egege" für das menschliche Ohr nur auf etwa 100 m Entfernung zu vernehmen.

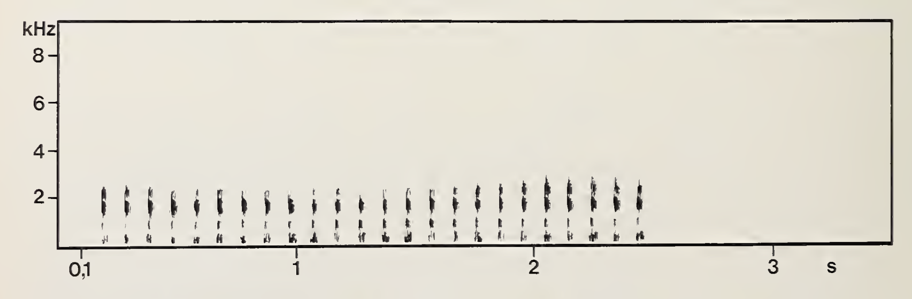


Abb. 4: Ende einer „egege"-Rufreihe einer Brandente, Mai 1980, Osnabrücker Zoo.

Kontext: Dabei tritt das Schnabelöffnen nur in geringem Grad auf, manchmal ist es gar nicht zu sehen. Der Ruf war häufig von „rotierendem Pumpen" begleitet, das je nach Grad der Erregung schneller oder langsamer vor sich ging. Im Zoologischen Garten trat der Ruf bei unspezifischen Störungen, bei Annäherung des Partners sowie dann auf, wenn in der Nähe eine aggressive Auseinandersetzung im Gange war.

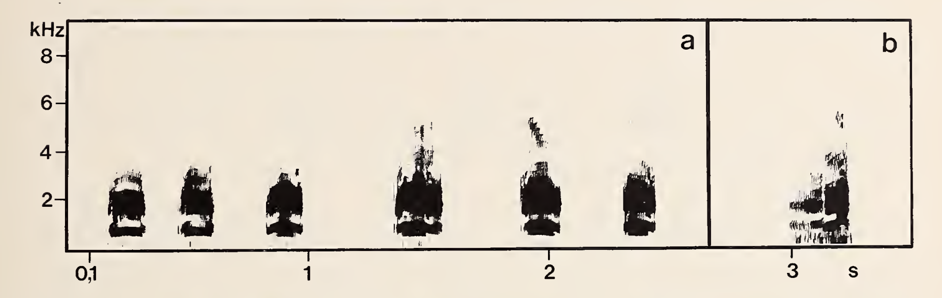


Abb. 5 a: Folge von „ak-ak"-Rufen der Brandente, 29. 5. 1980, Baltrum. b: Typischer „arak" oder „arek"-Ruf der Brandente, 28. 5. 1980, Baltrum.

„ak-ak" (6 Sg.,61 El.) (Abb. 5a). — Wie sich in den Sonagrammen und den Meßwerten zeigt, ist auch dieser Ruf nahe mit dem „gaga" verwandt. Es gibt sogar Übergänge zwischen beiden Formen, so daß die Definition beider nur als „injunktiv" im Sinne von Hassenstein (1955) aufgefaßt werden kann. Andere Autoren führen dementsprechend das „ak-ak" unter der hier als „gaga" bezeichneten Form auf.

Das „ak-ak" tritt als kurze Rufreihe von 2—3 Elementen, aber auch in länger gereihter Form mit ca. 10 Elementen auf. Während in den langen Serien die Intervalle zwischen den Elementen etwa konstant gehalten werden (Durchschnitt 209 ± 90,6 ms bei n = 26, Extremwerte 72,7 und 351 ms) und dies auch für die Elementdauer gilt (Durchschnitt 92,6 ±32,4 ms bei n = 61, Extremwerte 48,2 und 200 ms), treten in den kürzeren Serien (siehe auch Abb. 5a) Unregelmäßigkeiten in Intervall- und Elementdauer auf. Der Gesamtfrequenzbereich der Elemente erstreckt sich etwa von 0,5 bis 8 kHz. Ein davon abgesetzter niedriger Frequenzbereich zwischen ca. 0,7 und 1,4 kHz weist ebenfalls starke Schwärzungen auf. In den Hauptschwärzungsbereichen sind die Formanten so dicht geschichtet, daß man sie kaum voneinander trennen kann. Die durchschnittliche Wiederholfrequenz der Elemente in den Rufreihen liegt bei 4,5 Hz. Die Reichweite des „ak-ak" für das menschliche Ohr liegt mit ca. 250 m unter derjenigen des „gaga".

Kontext: Der Schnabel wird während des Rufens geöffnet. Zugeordnete spezifische Ausdrucksbewegungen ließen sich nicht feststellen. Die begleitenden Situationen stimmen in mancher Hinsicht mit dem „gaga" überein. Im Zoo trat

das langsame „ak-ak" wiederholt in unmittelbarem Anschluß an das „gagaga" auf. Die Ente war dabei meist allein, schaute umher oder ging zum Wasser. Im Freiland war der Ruf nur im Flug oder beim Abflug zu hören. In fast allen Fällen befand sich der Vogel dabei in Begleitung mehrerer Artgenossen. Wie beim „gaga" geschah es, daß angesichts plötzlich wahrgenommener menschlicher Beobachter die Rufserie abrupt abgebrochen wurde.

„arak" (oder „arek") (12 Sg., 18 El.) (Abb. 5b). — Dieser Ruf ist im Vergleich zu den oben beschriebenen Formen langgezogen und klingt zweisilbig, obwohl er nur aus einem Element besteht. Die Betonung liegt auf der zweiten Silbe, die entweder mehr nach „a" oder nach „e" klingt. Bei Bauer & Glutz (1968) lautet die Umschreibung „arrä", bei Voigt (1950) „ga-ak", und bei Cramp & Simmons (1977) findet man „aank" sowie „arruk arruk".

Der Ruf tritt meist als Einzelelement oder einmal wiederholt auf. Die Elemente erreichen eine Dauer von 263 ± 48,5 ms (Extremwerte 169 und 331 ms). Der Frequenzbereich erstreckt sich maximal von ca. 0,3 bis 8 kHz. Während die Bänder im ersten lautschwächeren Anteil etwa horizontal verlaufen, weisen sie im zweiten Teil einen deutlichen Anstieg und danach einen scharfen dachförmigen Knick nach unten auf. Der erste Teil ist rauh frequenzmoduliert, der zweite glatter. Er entspricht etwa einem Element aus der „gaga"-Reihe (vgl. Abb. 3b). Der Ruf ist für das menschliche Ohr gut 250 m weit zu hören.

Kontext: Eine spezifische Ausdrucksbewegung ist nicht zugeordnet. Im Zoo hörten wir das „arak" der Ente nach Störungen, in einem Fall nach einer Kopulation, auch von einem Junge führenden Muttertier, das kurzzeitig von einigen seiner Küken getrennt war. Im Freiland erklang der Ruf hauptsächlich beim Abflug infolge Störung. In einem Fall rief eine Ente mehrfach „arak", als sie einen entdeckten menschlichen Beobachter umkreiste. Der Ruf kann also funktionell als Alarmruf bezeichnet werden.

„rar" (19 Sg., 39 El.) (Abb. 6). — Es handelt sich um einen art- und geschlechtstypischen, sehr hart klingenden, rauhen Ruf aus rhythmisch gereihten Elementen. Verschiedene Autoren umschreiben ihn unterschiedlich, z. B. Bauer & Glutz (1968) ähnlich wie Heinroth (1928) mit „ro-au".

Die Elemente treten in kurzen, zuweilen auch längeren Serien bis zu ca. 10 Elementen auf. Die Elementdauer beträgt im Schnitt 236 ± 42 ms; Extremwerte 170 und 325 ms. Die innerhalb einer Rufreihe sehr stabilen Intervalle messen durchschnittlich 537 ± 224 ms ($n = 25$), Extremwerte 220 und 1323 ms. Der Hauptfrequenzbereich liegt zwischen 0,3 und 3,8 kHz. Jedes Element gliedert sich bei geeigneter Analysequalität in gereihte Untereinheiten (Abb. 6, 3. Element), die in ihrer Wiederholung den rollenden Klangcharakter des Rufes für unser Ohr erzeugen. Viele „rar"-Elemente sind aber auch so stark geräuschhaft überformt, daß diese Untereinheiten nicht mehr zu erkennen sind. Zuweilen tritt, vielleicht als individuelle Variante, ein Anhängsel am Element auf, das ihm

einen zweisilbigen Klang wie „rar-e" verleiht. Die Wiederholfrequenz der Elemente in der Serie liegt in den untersuchten Fällen durchschnittlich bei 1,29 Hz. Der Ruf ist leiser als das „gaga", aber immerhin 300—500 m weit zu hören.



Abb. 6: „rar"-Rufe der hetzenden Brandente, Mai 1980, Zoo Osnabrück.

Kontext: Der Schnabel wird während des Rufs leicht oder deutlich geöffnet. Der „rar-rar"-Ruf ist nur der Ente zueigen. Er tritt in der spezifischen Situation des „Hetzens" (Lorenz 1941) auf und ist dementsprechend mit typischen Bewegungen der Ente verbunden (vgl. Janssen 1982). Die Ente hält sich im Normalfall nahe bei ihrem Partner auf. Nähert sich ein fremder Erpel oder eine Gruppe von Artgenossen, so beginnt die Ente in kürzeren (2—3 El.) oder langen (6—10 El.) Serien „rar" zu rufen. Dabei ist der Hals nach vorn gestreckt und der Kopf gehoben. Der Hals vollführt pendelnde Bewegungen zwischen Partner und fremden Artgenossen. Außerhalb der Phasen der Paarbildung, wo es besonders häufig ist, kann das Hetzen auch bei aggressivem Zusammentreffen mit Artgenossen auftreten. Im Zoo sieht man es zuweilen auch ohne die typische auslösende Situation, gelegentlich sogar gegenüber Artfremden. Die Ente kann den Ruf und die zugehörigen Bewegungen sowohl zu Lande als auch auf dem Wasser als auch im Flug äußern.

Zischen

Wahrscheinlich beide Geschlechter zischen bei Abwehr mit weit geöffnetem Schnabel. Wir wissen nicht sicher, ob es sich dabei um ein echtes vokales oder eher ein instrumentales Lautsignal handelt.

Instrumentallaute

Scheinputzen. — Während des Scheinputzens im Zusammenhang mit der Werbung (vgl. Lorenz 1941, Bauer & Glutz 1968, Cramp & Simons 1977, Johnsgard 1978) soll bei Erpel und Ente ein ratterndes oder kratzendes leises Geräusch entstehen, wenn der Schnabel über die Kiele und Handschwingen-Unterseite streicht. Hiervon liegen uns keine Tonaufnahmen vor.

Flugschall (29 Sg., 112 El.) (Abb. 7). — Die von Stresemann (1927—34) als „Instrumentalmusik" bezeichneten, beim Flug entstehenden Schallereignisse nennen wir hier Flugschall. Die gewohnte Bezeichnung „Fluggeräusch" ist insofern irreführend, als es sich dabei keineswegs um Geräusche im physikalischen Sinne handeln muß, sondern häufig um ausgesprochen pfeifende Laute, also um Töne. Die Bezeichnung Flugschall erlaubt es, beim Flug erzeugte Schallereignisse verschiedenster Qualität zusammenzufassen. Das schwirrende Pfeifen beim aktiven Flug der Brandente läßt sich in beiden Geschlechtern vernehmen. Eine geschlechtsspezifische Formdifferenzierung wird vermutet, ist aber noch nicht genügend belegt. Da der größere Erpel eine geringere Flügelschlagfrequenz aufweist als das weibliche Tier, kann man beide sowohl dem Gehör nach als auch im Sonagramm an der Wiederholfrequenz der Pfeiftöne unterscheiden. Die Dauer der Flügelschlaglaute beträgt in der vorliegenden Stichprobe (n = 112) ohne Berücksichtigung des Geschlechts durchschnittlich 75,7 ms, im Extrem 40,9 und 110,3 ms. Die Dauer der Intervalle liegt bei 131,6 ms (n = 140) mit Extremwerten von 107,8 und 159,3 ms. Daraus ergibt sich eine mittlere Wiederholfrequenz (d. h. Flügelschlagfrequenz) von 4,8 Hz. Die lautstärkenintensivsten Frequenzanteile liegen zwischen 2 und 4 kHz. Es handelt sich entweder um horizontale oder um absteigende Formanten. Im doppelten Abstand zur Nullinie finden sich Obertöne. Hin und wieder beobachtet man geräuschhafte Überformung, besonders wenn der Flügel eine Lücke aufweist.

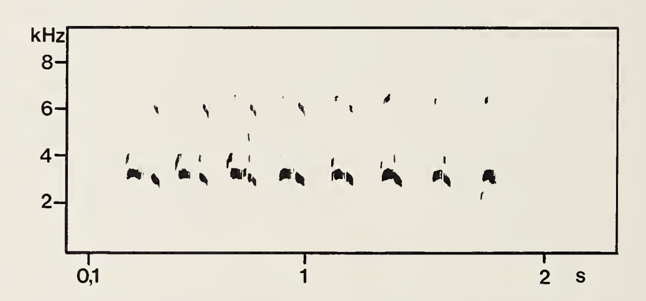


Abb. 7: Flugschall eines Brandentenpaares. Die absteigenden Elemente, die sich im Laufe der Folge allmählich den horizontalen annähern, stammen wahrscheinlich von dem schneller fliegenden Weibchen. 28. 5. 1980, Baltrum.

Diskussion

Es hat nicht an Versuchen gefehlt, aufgrund einzelner Merkmale oder Merkmalskombinationen eine systematische Gliederung der Entenvögel vorzunehmen. Bevor wir die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit in diese Diskussion einbringen, sollen die verschiedenen Ansätze an einigen Beispielen vorgestellt werden.

Klassifikation nach anderen Merkmalen

Chromosomen. — Aufgrund der Chromosomenmorphologie stellt Yamashina (1952) alle Tadornen in unmittelbare Nachbarschaft der Gattung *Anas*, ja er gruppiert sie sogar mit *Aix*, *Cairina* und den Tauchenten zusammen in ein Supergenus *Anas*. Dieses Supergenus rechnet mit den Gattungen *Mergus*, *Dendronessa* und *Cygnus* zur Unterfamilie der Anatinae, der die Gänse als Unterfamilie Anserinae gegenüberstehen.

Federproteine. — Aufgrund der Federproteine (Keratine) ergibt sich ebenfalls eine Verwandschaft der Tribus Tadornini (über die Cairinini) mit den Anatini, wobei die Tauchenten mehr abseits stehen (Brush 1976). Auch hebt sich im Dendogramm eine klare Distanz aller Enten zu den Gänsen hervor.

Bürzeldrüsensekret. — Wenn man den Verzweigungs- und Substitutionsgrad der Fettsäuren aus dem Bürzeldrüsensekret untersucht, so findet man die oben genannten Tendenzen im großen und ganzen bestätigt (Jacob 1977). Allerdings stehen einige Gänsearten und der Höckerschwan unerwartet weit entfernt von den übrigen Gänsen und Schwänen in der Nähe der Tauchenten, die sich auch ihrerseits etwas unsystematisch anordnen. Man möchte dem entnehmen, daß diese Methode nicht durchweg zu taxonomisch hochwertigen Ergebnissen führt. Odham (1966) hatte schon früher eine wesentliche Distanz zwischen dem Höckerschwan und den Tadornen festgestellt. Jedenfalls sind Rostgans (*T. ferruginea*) und Brandente auch nach den Bürzeldrüsensekreten nahe miteinander verwandt und stehen insgesamt näher bei den Enten als den Gänsen.

Allgemeine Studien. — Sibley & Ahlquist (1972) haben nicht nur eine historische Übersicht über die bisherigen Klassifikationsversuche und -argumente für die Anseriformes und andere Vogelgruppen erstellt, sondern auch aufgrund eigener Untersuchungen an den Eiklarproteinen vieler Arten die Uniformität der Ordnung Anseriformes bestätigt. In der genannten wie in vielen weiteren bei ihnen aufgeführten Arbeiten geht es allerdings meist um die spezifische systematische Stellung interessanter Randgruppen bzw. Arten wie *Anseranas semipalmata* und der Gattungen *Chauna* und *Dendrocygna*. Es ergeben sich daher für die Position und Aufgliederung der „Halbgänse", insbesondere für die Gattung *Tadorna*, relativ wenig Anhaltspunkte.

In der Klassifikation der Anseriformes von Delacour & Mayr (1945), die Daten der verschiedensten Art einbezieht, stehen die Tadornini als Tribus in der Unterfamilie Anatinae. Alle Ähnlichkeit mit den Gänsearten, wie sie sich teilweise in den englischen und deutschen Trivialnamen ausdrückt, ist nach diesen Autoren „entirely superficial". Johnsgard (1961) hat das System von Delacour & Mayr mit einigen Änderungen übernommen. Dem schließt sich im wesentlichen auch Peters (1976) in seiner kritischen Betrachtung der Klassifikationsverfahren am Beispiel der Anseriformes an. Er weist darauf hin, daß die „Halbgänse" im

Prinzip als abgeleitete Enten zu betrachten seien, nicht aber als primitive Anatinae oder gar als Bindeglieder zwischen Enten und Gänsen.

Vieles spricht also dafür, daß *Tadorna tadorna* eine Ente ist und daher auch — solange die Wahl frei ist — als Brandente und nicht als Brandgans bezeichnet werden sollte. Wir fragen uns nun, welche Erkenntnisse die Lautäußerungen in diese Diskussion einbringen.

Vergleich der Lautäußerungen von Brandente, Stockente und Graugans

Wir haben uns im folgenden zwei häufige und im Verhalten recht gut bekannte Arten zum Vergleich mit der Brandente ausgewählt. Die Stockente (*Anas platyrhynchos*) ist in der Anatinenarbeit von Lorenz (1941) eingehend analysiert und auch in den neueren Handbüchern (Bauer & Glutz 1968, Cramp & Simmons 1977) ausführlich behandelt worden. Über die Lautäußerungen der Graugans (*Anser anser*) sind wir weniger gut informiert. Eine Analyse des Lautinventars und seiner Ontogenese ist in Vorbereitung (A. ten Thoren). Vergleichssonagramme für beide Arten entnehmen wir einer zusammenfassenden Darstellung von Bergmann & Helb (1982) (Abb. 8 und 9).

Das Lautrepertoire der Brandente ist, wie wir oben festgestellt haben, mit geringen Ausnahmen geschlechtsdimorph. Gleiches gilt für die Enten, in unserem Fall die Stockente (Abb. 8). Die Erpel verfügen über pfeifende Lautäußerungen (Stockente: Grunzpfiff, Abb. 8a), die den Weibchen völlig fehlen. Dem geht

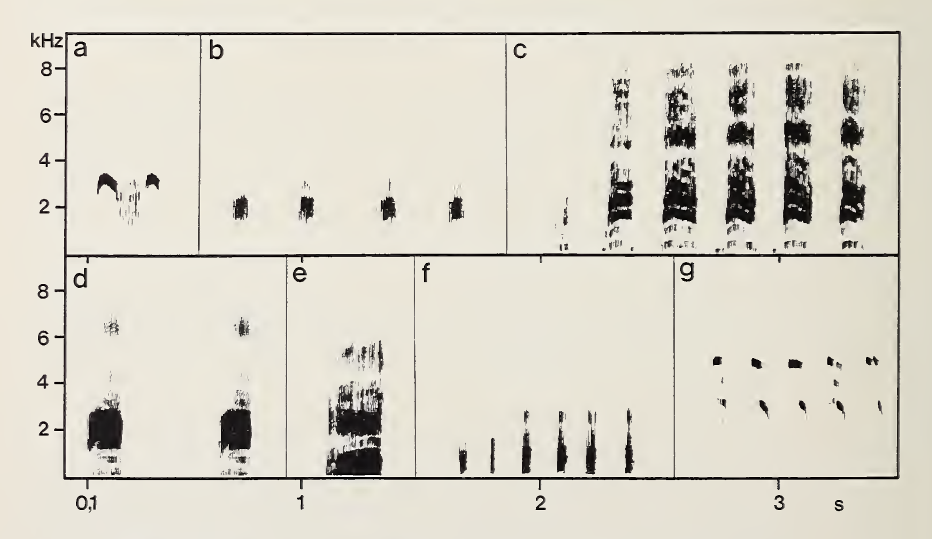


Abb. 8: Übersicht über das Lautinventar der Stockente (*Anas platyrhynchos*). a: Grunzpfiff des Erpels, b: „räb" des Erpels, c: Decrescendo-Ruf der Ente, d: „wak"-Ruf der Stockente, e: „waak"-Ruf der Stockente bei Alarm, f: Hetzrufe der Stockente, g: Flugschall eines Stockerpels. Aus Bergmann & Helb (1982).

die Ausbildung der Syrinxtrommel im männlichen, ihr Fehlen im weiblichen Geschlecht parallel (vgl. Tab. 1). Über kausale Beziehungen zwischen Syrinxbau und Lautrepertoire bei Anatinen haben wir noch keine ausreichende Kenntnis. Da der Branderpel auch das „gaga" rufen kann, steht fest, daß die Syrinxtrommel das Hervorbringen lauter und sonorer Lautäußerungen nicht behindert.

Wir finden in Form und Situationsbezug einzelner Lautäußerungen erstaunliche Übereinstimmungen zwischen Brandente und Schwimmenten. Das „gaga" der Brandente entspricht sowohl in seinen akustischen Eigenschaften als auch im Kontext weitgehend dem Decrescendo-Ruf der Stockente (Abb. 8c). Ein spezifischer Begleitruf zum weiblichen Hetzen existiert in gleicher Weise bei der Brand- wie bei der Stockente (Abb. 8f). Das „ak-ak" der Brandente entspricht den „wak"-Rufen der Stockente (Abb. 8d), die Alarmrufe beider Arten sind sehr ähnlich. Die Beziehung zwischen dem Hetzen der Enten und dem Triumphgeschrei der Gänse (Radesäter 1975) scheinen demgegenüber viel weniger ausgeprägt. Der Vergleich könnte noch weitergeführt werden, besonders wenn man weitere Entenarten hinzuzieht.

Auch bei den im Flug entstehenden Instrumentallauten ergibt sich eine klare Übereinstimmung zwischen *Tadorna tadorna* und den typischen Entenarten, jedoch ein Unterschied zu den Gänsen. Während Gänse bei Beschleunigungen im aktiven Flug und bei raschen Änderungen der Fluglage knatternde Geräu-

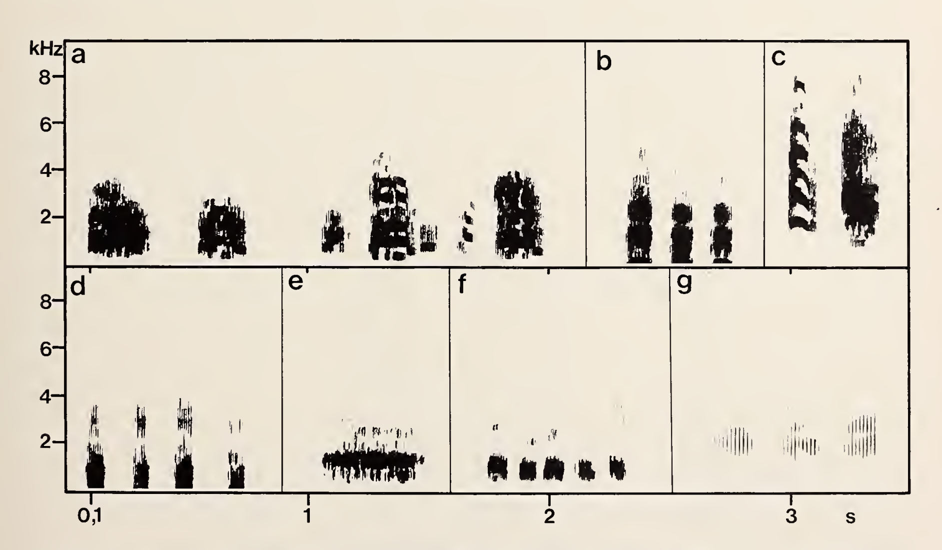


Abb. 9: Übersicht über das Lautinventar der Graugans (*Anser anser*). a: Lautes Schnattern „gagaga" mehrerer Individuen, b: Schnelles „gagaga" bei Erregung, c: Alarmrufe („ik", „äk") unterschiedlicher Klangfarbe zweier Partner, d: leise Kontaktrufe „gagaga", e: Zischen bei Abwehr, f: lautes „gagaga.." im Abflug, g: ratternde Fluggeräusche. Aus Bergmann & Helb 1982.

Tabelle 1: Vergleich äußerer Merkmale bei *Tadorna tadorna*, Gänsen und Enten mit einer Bewertung der Übereinstimmungen zwischen Brandente und Enten nach der Terminologie von Hennig (1979).

Merkmal	Gänse	*Tadorna tadorna*	Enten	Bewertung Brandenten/Enten
Aposematische Gefiedermonomorphie	—	+	—	autapomorph
Syrinx d. ♂ mit Knochentrommel	—	+	+	synapomorph
Flügelspiegel ♂ und ♀	—	+	+	synapomorph
Schwarz-Weiß-Zeichnung des Daunenkleides	—	+	—	autapomorph
Glatte Eischale	—	+	+	synapomorph?
Zweimalige Mauser pro Jahr	—	+	+	synapomorph
Ernährungshauptbestandteile: Kl. Weich- und Schalentiere	—	+	—	autapomorph
Geschlechtsdimorphes Lautrepertoire	—	+	+	synapomorph
Zweisilbiger Kückenstimmfühlungslaut	(—)	+	+	symplesiomorph
Höhlenbrüter	—	+	(—)	autapomorph
Hetzen	—	+	+	synapomorph
Antrinken	—	+	+	synapomorph
Scheinputzen	—	+	+	synapomorph

sche hervorbringen (Abb. 9g), hört man von Enten ein rhythmisches Pfeifen (Abb. 8g), für das meist spezifische Schallschwingen verantwortlich gemacht werden (Stresemann 1927—34).

Die Geschlechterunterschiede in den Lautäußerungen sind bei der Brandente denkbar groß, größer als man sie selbst bei Angehörigen verschiedener Arten oder gar Familien einer Ordnung erwarten würde. Bei den Gänsen dagegen scheint das Lautrepertoire nicht qualitativ geschlechtsdimorph und auch weniger diskret zu sein als bei den Enten (Abb. 9). Die pfeifenden Töne der männlichen Enten fehlen ihnen anscheinend völlig (mit Ausnahme der Jungvögel). Die Rufe sind meist gänseartig schnatternd oder trompetend in ihrer Qualität. Es erscheint unmöglich, spezifische Übereinstimmung von Ruftypen (auch nach dem Kontext) mit den Enten oder der Brandente zu entdecken.

Sonstige Merkmale

Weitere Merkmale sowohl ethologischer als auch morphologischer oder allgemein biologischer Art sind für die drei Arten in Tab. 1 vergleichend zusammengestellt und nach dem Hennig'schen System (z. B. in Hennig 1979) bewertet. Es ergibt sich auch hier eine weitgehende Übereinstimmung zwischen den Enten und den Tadornen. Einzig die Geschlechtsmonomorphie im Gefieder weicht von dem typischen Entenbild ab. Doch ergeben sich auch in diesem Merkmal klare Unterschiede zu den Gänsen. Während die „grauen" Gänsearten ein mehr oder weniger kryptisches Gefieder aufweisen, ist das Federkleid bei den Brandenten in beiden Geschlechtern als ausgesprochen aposematisch anzusehen, was besonders für das Flugbild gilt (vgl. Heinroth 1910). Man geht wohl nicht fehl in der Annahme, daß das Brüten in Höhlen sich als wesentlicher Kausalfaktor auf das Beibehalten eines primären aposematischen Kleides auch bei der weiblichen Brandente ausgewirkt hat. Man kann hier also nicht einmal von Konvergenz, sondern von bloßer Parallelität im Geschlechtsmonomorphismus reden. Möglicherweise hängen mit dieser Erscheinung oder mit dem Höhlenbrüten selbst weitere gänseartige Besonderheiten der Brandenten zusammen wie die teilweise gemeinsame Beteiligung beider Partner am Führen der Jungen und die mögliche lebenslange Paarbindung.

Offene Fragen

In der vorliegenden Arbeit sind die Lautäußerungen der Brandente nach Untersuchungen im Freiland und an handaufgezogenen Tieren in einem Zoologischen Garten qualitativ beschrieben worden. In der Form der Lautäußerungen sind uns keine Unterschiede zwischen den beiden Gruppen aufgefallen. Dagegen deuten sich Unterschiede im Situationsbezug an, die sich vor allem in der verschiedenen Häufigkeit des Auftretens zeigten. Möglicherweise beruhen diese Unterschiede allein auf der Tatsache, daß im Zoologischen Garten eine größere Gruppe von Individuen auf relativ engem Raum zusammenlebt und die Vögel ständig miteinander konfrontiert werden. Dennoch oder gerade deshalb wäre

eine exakt quantifizierende Arbeit, die dem Problem der gefangenschafts- (aber wohl noch nicht domestikations-)bedingten Häufigkeitsänderungen der Lautäußerungen nachgeht, sehr wünschenswert.

Beim Vergleich von Branderpel und -ente ist der unterschiedliche Situationsbezug der Lautäußerungen aufgefallen. Die Entenrufe sind in höherem Maße situationsspezifisch als die Erpelrufe. Gleichzeitig sind die Erpelrufe verhältnismäßig leise, die der Ente laut. Wenn man eine Funktionsanalyse der Lautäußerungen im arteigenen Kommunikationssystem anstrebt, muß man vorweg eine quantitative Motivations- und eine ebensolche Situationsanalyse vornehmen. Hierzu liefert die vorliegende Arbeit eine Grundlage.

Das Lautrepertoire der Brandente läßt sich im wesentlichen auf ein obertonreiches und mit Seitenbändern ergänztes sonores „ga" zurückführen. Dieses Grundelement wird mitsamt dem zugehörigen Intervall unterschiedlich stark gedehnt. Wir erkennen das am besten, wenn wir einerseits die Abbildungen, andererseits die Werte für die mittleren Zeitdauern der Elemente und Intervalle in ms noch einmal vergleichend betrachten: „egege" 22,5 (Int. 57); „gaga" 66,5 (Int. 83); „ak-ak" 92,6 (Int. 209); „rar" 236 (Int. 537); „arak" 263 (meist Einzelruf). Die einzelnen Rufklassen sind also zeitlich und durch unterschiedlich rasche Reihung gut getrennt. Das „rar" und das "arak" sind etwa gleich lang, jedoch durch zusätzliche Klangeigenschaften unverwechselbar. Dennoch gibt es zwischen „egege", „gaga" und „ak-ak" Übergänge, die hier nicht berücksichtigt worden sind. So scheinen diese Rufformen formal nicht sehr hoch ritualisiert zu sein, selbst wenn sie ihrer situativen Zuordnung nach klarer differenziert sind als die Erpelrufe. Bei diesen ist demgegenüber die formale Ritualisierung weitergetrieben worden. Sowohl das „tjutju" als auch das „tiju" und das „tirr" lassen sich zwar leicht auf eine gemeinsame Wurzel zurückführen, doch finden wir keine Übergänge zwischen ihnen. Dafür bieten diese Rufformen weniger Anhaltspunkte für eine klare Kontext-Zuordnung. Die formalen und die funktionalen Eigenschaften der beiden Inventare scheinen ganz unterschiedlich entwickelt zu sein und in noch nicht recht übersehbaren Beziehungen zueinander zu stehen.

Nach verschiedensten Untersuchungen (s. o.) sind die Brandente und die Rostgans sehr nahe miteinander verwandt. Obwohl es zwischen den beiden Arten große stimmliche Unterschiede gibt, ist wohl der Geschlechtsdimorphismus der Lautäußerungen gleich stark ausgeprägt (z. B. Heinroth 1910). Die Bezeichnung Rostgans dürfte nach diesem und anderen Merkmalen demnach genauso irreführend sein wie der veraltete deutsche Trivialname Brandgans für die Brandente. Dringend erwünscht ist eine gleichsinnige Untersuchung der Rostgans und der übrigen „Halbgänse" in bio-akustischer Sicht. Dabei muß auch die Frage geprüft werden, ob die Gruppe überhaupt als monophyletisch angesehen werden kann. Da sich im Falle der Brandente das System der lautlichen Signale als ein sehr hochwertiges verwandschaftliches Kriterium erwiesen hat, könnte man versuchen, aufgrund dieser Merkmalsgruppe — und immer unter Berücksichtigung

der anderen Merkmalskomplexe — die näheren Verwandten und schließlich die gesamten Anatinae und Anserinae neuerlich vergleichend und ordnend zu untersuchen. Eine Anregung hierzu ist schon bei Bergmann & Helb (1982) formuliert worden, obwohl das dort vorgelegte Material bei weitem noch nicht zur Lösung dieser Aufgabe ausreicht.

Zusammenfassung

Das Lautrepertoire adulter Brandenten wird nach Untersuchungen in einem Zoologischen Garten und im Freiland sonagraphisch analysiert. Die Beschreibungen enthalten auch Angaben zu den begleitenden Ausdrucksbewegungen und Situationen.

Das Lautrepertoire besteht aus mindestens 8 vokalen und 2 instrumentalen Lautäußerungen. Es ist fast durchweg geschlechtsdimorph. 3 der 4 Rufe des Erpels sind relativ leise und von pfeifender Qualität, die 5 Rufe der Ente meist laut und von sonor-nasalem Klang. Nur der „gaga"-Ruf findet sich in beiden Geschlechtern, er tritt aber bei der Ente häufig, beim Erpel sehr selten auf. In ihrer situativen Zuordnung sind die Lautäußerungen des Erpels unspezifisch und anscheinend nach Erregungsgraden skaliert, die der Ente relativ spezifisch.

Nach der Struktur des Lautrepertoires und vielen anderen verglichenen Eigenschaften stehen Brandenten den Anatinen viel näher als den Anserinen. Die Bezeichnung Halbgänse ist ebenso irreführend wie der Name Brandgans.

Summary

A descriptive and comparative analysis of the vocal repertoire of the Shelduck (*Tadorna tadorna*)

The vocalizations of the adult Shelduck, recorded in the Osnabrück Zoological Garden and on the East Frisian Island Baltrum, were analyzed by means of the sonograph. The analysis includes the behavioural and social context.

The repertoire is made up of at least 8 calls and 2 instrumental sounds. It is, with one exception, sexually dimorphic. Three out of four drake calls are relatively low-voiced and of tonal quality: the five duck call types are penetrant and of a nasal quality. The „gaga" call is shared by drakes and ducks; however, ducks use this call by far more often than drakes. Whereas the male calls appear to be scaled according to the degree of arousal, the female ones are much more situation-specific.

The structure of the vocal repertoire complements a range of other criteria indicating that Shelducks are much closer related to the ducks (subfamily Anatinae) than to geese (subfamily Anserinae). Most of the similarities to geese are entirely superficial.

Literaturverzeichnis

Bauer, K.M., & U.N. Glutz v. Blotzheim (1968): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. 2. Anseriformes (1. Teil). — Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt a. M.

Bergmann, H.-H., & H.-W. Helb (1982): Stimmen der Vögel Europas. — BLV München.

—, H. Ringleben & H. Zucchi (1982): Brutzeitliche Vogelbestandsaufnahme auf der Ostfriesischen Insel Baltrum. — Vogelk. Ber. Nieders. 14: 65—100.

Boase, H. (1935): On the display, nesting and habits of the Sheld-Duck. — Brit. Birds 28: 218—224.
Brush, A.H. (1976): Waterfowl feather proteins: analysis of use in taxonomic studies. — J. Zool. 179: 467—498.
Cramp, S., & K.E.L. Simmons (Hrsg.) (1977): The birds of the Western Palearctic. Bd. 1. — Oxford Univ. Pr., Oxford.
Delacour, J., & E. Mayr (1945): The Family Anatidae. — Wilson Bulletin 57, No. 1: 3—55.
Hassenstein, B. (1955): Abbildende Begriffe. — Verh. DZG 1954, Zool. Anz. Suppl. 18: 197—202.
Heinroth, O. (1910): Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden. — Acta V. Congr. Int. Orn. Berlin 1910: 589—702.
— & K. Heinroth (1928): die Vögel Mitteleuropas. Bd. 3. — Berlin-Lichterfelde.
Hennig, W. (1979): Wirbellose I. — Fischer, Jena.
Jacob, J. (1977): Die systematische Stellung der Dampfschiffenten (*Tachyeres*) innerhalb der Ordnung Anseriformes. — J. Orn. 118: 52—59.
— & A. Glaser (1975): Chemotaxonomy of Anseriformes. — Biochemical Systematics and Ecology 2: 215—220.
Janssen, R. (1982): Die Ausdrucksbewegungen der Brandente (*Tadorna tadorna*). — Hausarbeit Univ. Osnabrück (unveröffentlicht).
Johnsgard, P.A. (1961): The taxonomy of the Anatidae — behavioural analysis. — Ibis 103a: 71—86.
— (1971): Observations on sound production in the Anatidae. — Wildfowl 22: 46—59.
— (1978): Ducks, geese and swans of the world. — University of Nebraska Press, Lincoln & London.
Lorenz, K. (1941): Vergleichende Bewegungsstudien an Anatinen. — J. Orn. 79, Sonderheft. Nachdruck in: Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. 2, 13—113. Piper, München.
Odham, G. (1966): Studies on feather waxes of birds IV. — Ark. Kemi 25, Nr. 51: 543—554.
Patterson, I.J. (1982): The Shelduck. — Cambridge Univ. Pr., Cambridge.
Peters, D.S. (1976): Evolutionstheorie und Systematik. — J. Orn. 117: 329—344.
Radesäter, T. (1974): Form und sequential associations between triumph ceremony and other behaviour patterns in the Canada Goose *Branta canadensis* L. — Orn. Scand. 5: 87—101.
Schifferli, A. (1933): Von der Brandente, *Tadorna tadorna* (L.). — Orn. Beob. 30: 145—156.
Shiovitz, K.A. (1975): The process of species-specific song recognition by the Indigo Bunting, *Passerina cyanea*. — Behaviour 55: 128—179.
Sibley, C.G., & J.E. Ahlquist (1972): A comparative study of the egg white proteins of non-passerine birds. — Bull. Peabody Mus. nat. Hist. 39: 1—94.
Stresemann, E. (1927—1934): Sauropsida: Aves. — In: Kükenthal, W., & Th. Krumbach (Hrsg.): Handbuch der Zoologie 7, 2. Berlin & Leipzig.
Voigt, A. (1950): Exkursionsbuch zum Studium der Vogelstimmen. 11. Aufl. — Quelle & Meyer, Heidelberg.
Witherby, H.F., F.C.R. Jourdain, N.F. Ticehurst & B.W. Tucker (1952): The handbook of British birds, Bd. 3. — London.
Wolters, H.E. (1976): Die Vogelarten der Erde. 2. Lief. — Parey, Hamburg & Berlin.
Yamashina, Y. (1952): Classification of the Anatidae based on the cyto-genetics. — Papers from the Coordinating Comittee for Research in Genetics 3: 1—34.
Young, C.M. (1970): Shelduck parliaments. — Ardea 58: 125—130.

Anschrift der Verfasser: J. Riebesehl-Fedrowitz und Dr. H.-H. Bergmann, Fachbereich Biologie/Chemie der Universität Osnabrück, Postfach 4469, D-4500 Osnabrück.